進化の問題を(統計)力学の立場から考える
第1部：レプリケーター方程式でみられる特異な運動について

東北大学電気通信研究所　茶碗谷 毅
(Email address: cha@sawada.riec.tohoku.ac.jp)

1 はじめに

このサブゼミの前半(茶碗谷担当部分)では、様々な分野において「進化的」なダイナミクスを考える際によく使われている単純な生態系モデルでみられる奇妙な現象について話します。生態系モデルで見られる現象とはいっても、現実の生態系においてここでお話しするものと直接対応する現象を見つけるのは幾つかの理由で難しそうです。しかし、これらの現象はこれまでの力学系の研究では見つかっていなかった定性的に新しい種類のものであり、非線形の力学系の奥の深さを感じさせてくれる現象ではあるとは思います。

ここではまず取り扱うモデルについてごく簡単に説明したあと、幾つかの奇妙な現象について紹介します。これらの現象はどれもサドル(準安定状態)及びそれらを結ぶヘテロクリニック軌道と深い関係があります。そこで、これらのヘテロクリニック軌道の存在を可能にしているモデル系の特質についても触れておきます。

2 モデルについて

ここで話す内容はゲーム力学系(レプリケーター方程式とも呼ばれる)というモデル方程式系の軌道の性質に関係するものです[1]。このモデルは生態系のモデルとしては最も単純な部類に属するもので、「戦略」の進化を扱うモデル方程式として提案された常微分方程式系です。これは、幾つかの「戦略」が存在する二者対戦型の「ゲーム」を行う個体の集団を考えた時に、各戦略をとる個体数が全体の個体数に占める各種の割合の変化を表すような方程式です。[2]

ここでは $1 \sim n$ の n 種類の戦略があって、各個体はそのうちの1つを固有の戦略として持ち、各戦略をとる個体数は得点に応じた増殖率をもって変化するような系を考えます。i 番目の戦略をとる個体数の割合を x_i で表すことにします。また i 番目の戦略をとる個体が j 番目の戦略をとる個体と対戦すると g_{ij} だけの得点を得られるとします。この時、i 番目の戦略をとる個体が一対戦当りにあげる得点の期待値は $\sum_j g_{ij}x_j$ と表されます。この得点の期待値が高い戦略程よりよく状況に適応した戦略であり、したがって高い成長率を持って増加すると考えられます。各戦略をとる個体数が、その戦略の得点の期待値と全体

の平均得点との差に比例した成長率をもって変化すると仮定すると、各戦略をとる個体数の比率の変化は

$$\frac{d}{dt}x_i = \left(\sum_j g_{ij}x_j - \sum_{j,k} g_{jk}x_j x_k\right) x_i, \tag{1}$$

という方程式で記述されます。この方程式系がゲーム方程式系またはレプリケーター方程式系と呼ばれているものです。ここで、x_iは各戦略の占める割合を表す変数なので、$\sum_i x_i = 1$が成り立ちます。初期条件がこの条件を満たしている場合にはこの条件は自動的に保たれます。

3 ヘテロクリニックサイクルに巻き付く軌道の振舞い

まずこの系が時間の経過とともに示す振舞いの定性的なバラエティーについて見ておくことにします。系の取りうる長時間の振舞いとして最も簡単なものは安定な平衡状態への緩和です。これは、軌道と安定平衡点との間の距離が (普通は) 指数関数的に減少して、静止状態へと近付くというものです。これよりもやや複雑な運動としては、リミットサイクル振動やカオス的な運動が知られています。これらはゲーム力学系では成分の数が四つ以上の場合に起こりうることがわかっています。

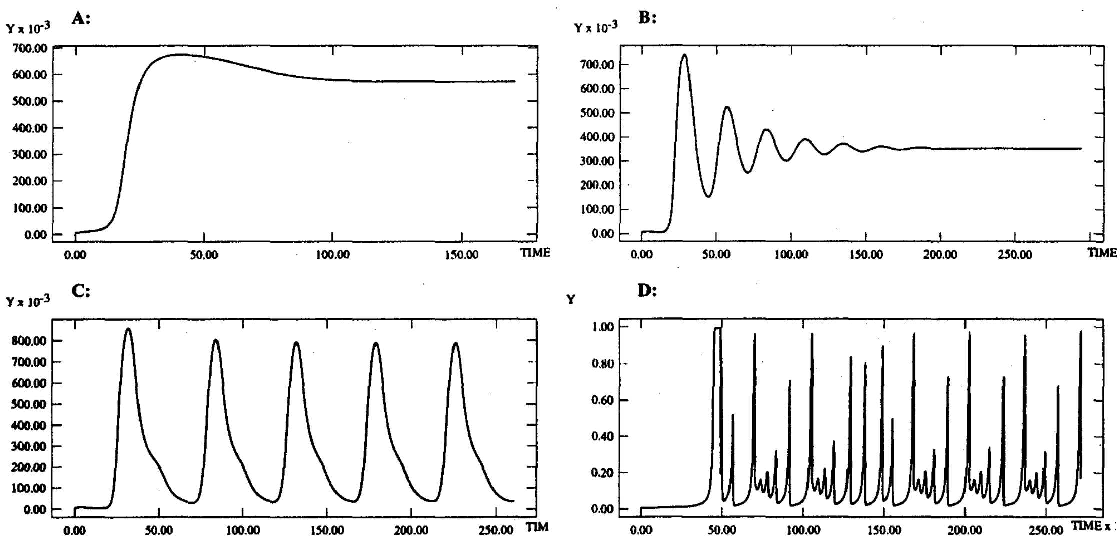

図 1: 幾つかの典型的な型の振舞いを示す軌道の例。A,B) 安定平衡点への緩和。C) リミットサイクル振動。D) カオス。それぞれ適当なパラメータを持つゲーム力学系で得られた時系列から、適当な一成分の変化をプロットしてある。

これらの運動は生態系のモデルに限らず、一般的な力学系でよく見られるものです。軌道がこれらのアトラクタに十分近付いた場合の振舞いをみた場合、例えば$t = 1000000$か

ら $t = 1000100$ までの間の運動と、$t = 10000000$ から $t = 10000100$ までの運動は、ほとんど区別がつかないものになっています。

一方、この系で見られる特徴的な振舞いとして知られているものに幾つかの「準安定」な状態の間を渡り歩くような振舞いがあります。この運動の簡単な例は次の図に示すようなものです。ここで見られるようにある程度の時間が経過した後の系の状態変化は幾つか

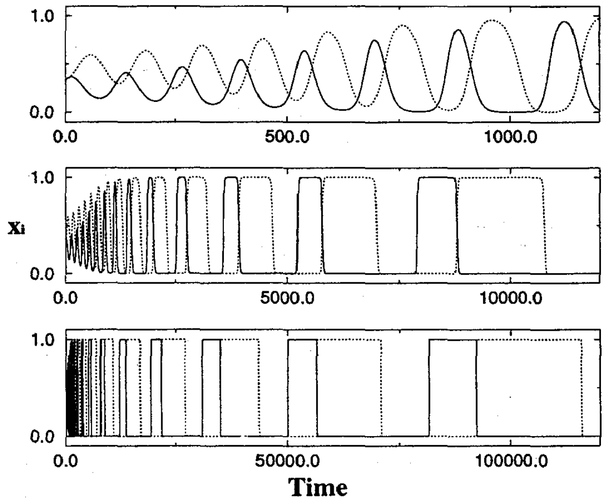

図 2: ヘテロクリニックサイクルに漸近する軌道の例。三成分のゲーム力学系で得られた時系列から、二つの成分の時間変化を表示してある。上・中・下段は同じ時系列をそれぞれ異なる時間のスケールをとって表示してある。

の準安定状態を順に訪れる一種の振動を示し、各準安定状態に留まる時間は次第に長くなっていきます。この運動は「ヘテロリニックサイクル」に巻き付く軌道に対応しています。すぐ前に示したサイクル振動などの例と違い、運動の時間スケール自体が時間の経過とともに長くなり続けるというのは、この運動の大きな特徴となっています。これから紹介する現象はヘテロクリニック軌道が作るネットワークのすぐそばの相流の性質と深く関係しているので、ここではまずその最も簡単な例であるヘテロクリニックサイクルに巻き付く軌道の振舞いについてもう少し詳しく見ておくことにします。

軌道がヘテロクリニックサイクルに沿って動く場合、軌道はサイクル上の平衡点 (サドル) の近くを通ることになります。平衡点の近くでは運動の速さはゼロに近くなるため、軌道が平衡点の近傍にあるあいだ、系の状態変化は非常にゆっくりとしています。この期間は図 1 でみるとほとんど変化の無い区間に対応しています。しかし、実はこの間にも軌道と平衡点との間のずれはほぼ指数関数的な変化を続けており、いつかは平衡点から不安定方向へのずれが十分成長して軌道はサドルから離れて行きます。この「ずれ」をより見やすくするために、各成分の値の対数

$$y_i \equiv \log x_i \tag{2}$$

を使って図２に対応する各成分の時間変化を表示してみると次の図３が得られます。こ

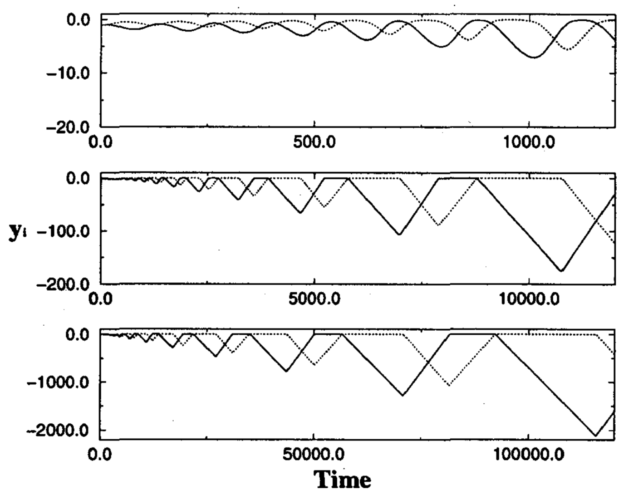

図 3: 対数をとって表示した各成分の時間変化

の図を見ると、『軌道がそれぞれの平衡点の近傍にある間の y_iの変化は直線的で、その傾きはサドル毎に決まっている。』という特徴が見られます。そこで、ここでは図４のように、軌道がサドルの適当な近傍の内部にある期間と二つのサドルの間を遷移する期間を分けて扱い、それぞれの区間における$\bar{y}$の変化を近似的に扱うことにします。一周する間の$\bar{y}$の変化はそれらの部分的な近似を組み合わせることによって求めることが出来ることになります。

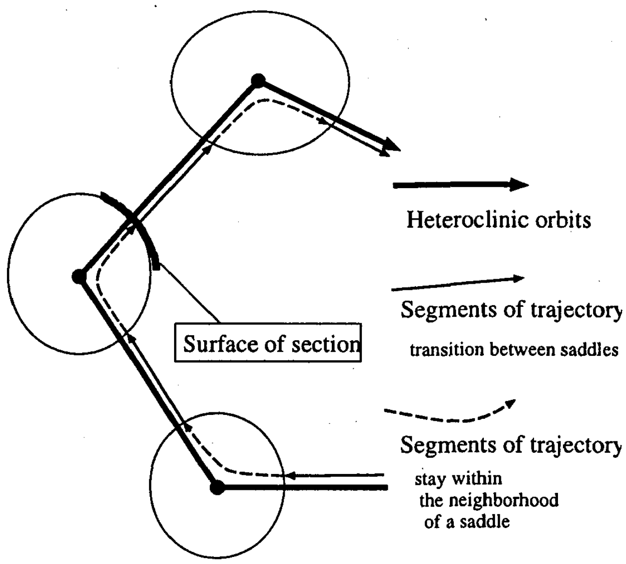

図 4: 区間の分割の概念図

まず軌道がヘテロクリニックサイクルの十分近くにある場合には、

- 軌道がある平衡点近傍に滞在している間の$\vec{y}$の各成分の変化量は滞在時間に比例する。
- 平衡点の近傍への滞在時間は軌道がこの平衡点に到着した際の不安定成分の y_iの値に比例する。

という近似を考える事にします。つまり各平衡点の近傍での$\vec{y}$の変化を線形写像で近似してしまう事になります。

一方、二つのサドル近傍の間を遷移する間の運動に対応する$\vec{y}$の変化は、サドル近傍における変化と比べると小さいと考えられます。そこで、平衡点から平衡点の間における変化を無視する近似を行います。

これらの近似を使うと、適当な断面における$\vec{y}$の帰還写像、つまり軌道がサイクルに沿って一周して戻って来るまでの$\vec{y}$の変化を線形写像で近似できることになります。この線形写像がヘテロクリニックサイクルの十分近くにおける軌道の振舞いに対して十分良い近似を与えることは、近似の誤差を評価することによって確かめることが出来ます。

この近似写像の性質から、軌道が十分多くの回数ヘテロクリニックサイクルに沿って回るとすると、$\vec{y}$の方向がこの線形写像の固有ベクトルのうち絶対値最大の固有値に対応するものに漸近することがわかります。また軌道の漸近的振舞いとして、周期が等比数列的に延びる振動がみられ、その公比は帰還写像を近似する線形写像のもつ最大固有値になることもわかります。

4 「分岐した」ネットワークとその周りの軌道の振舞い

次にヘテロクリニック軌道がもう少し「複雑」なネットワークを作っている場合の相流の性質について見てみることにします。具体的には二つ以上の不安定成分を持つサドルがあるような場合を考えます。

このモデルでは、相空間のうちで不等式 $x_i \geq 0$ を満たすような範囲だけを考えているため、不安定成分を一つしか持たないサドルの不安定多様体は一本の軌道になっています。一旦サドルに近付いた軌道は、しばらくの間はそのサドルの不安定多様体に沿って運動すると考えられるので、不安定成分が一つだけの場合にはそのサドル近傍を離れた軌道が次に訪れるサドルは特定できることになります。

ところがサドルが不安定成分を二つ以上持つ場合、原理的にはサドルをはなれる軌道は二次元 (またはそれ以上) の面上のどちら向きに離れて行ってもよいことになります。つまり二次元 (あるいはそれ以上) の不安定多様体がどのようにのびているかを考える必要があることになります。これはなかなか厄介なのですが、軌道がヘテロクリニック軌道の十分近くを通っている場合を考える限りにおいては、不安定成分のうちどれか一つだけが成長する場合に対応する何本かの「代表的」なヘテロクリニック軌道を考えるだけで大体の所は用が足ります。

不安定成分のうちの一つが十分大きく成長した時点で、軌道はサドルの近傍を離れます。この時他の不安定成分の値が十分小さければ、軌道が次のサドルに到達するまでの間のそれらの不安定成分からの寄与はほとんど無視できることになります。逆に二つ以上の不安定成分に対応する y_i の値がほとんど同時に 0 近く (「近傍」の大きさの対数程度) になる場合には、それらの成分は両方とも次に起こるサドル間遷移に寄与する可能性があるので、両方の成分について真面目に扱う必要が出て来ます。しかし、大雑把に言うと軌道が十分ヘテロクリニック軌道の近くにある場合には、一般的に $|\vec{y}|$ のスケールが大きく、二つの成分がほぼ同時にゼロに近付くことはあまり起きない例外的なイベントと考えられます。そこで、ここでは不安定多様体全体について考える代わりに、不安定成分のうちのどれか一つだけを考え残りは無視した場合に得られる何本かのヘテロクリニック軌道に沿って起こる遷移についてだけ考えることにして議論を進めます。

このような単純化のもとに、二つ以上の不安定成分をもつサドル近傍での軌道の振舞いを考えてみます。まず前節の例と同様にサドル近傍における $\vec{y}$ の変化を適当な写像で近似することを考えます。最初にどの不安定成分が無視できない大きさに成長するかは、$\vec{y}$ の各成分の初期値と各不安定成分の成長率との関係から決まります。どの成分による不安定化が起こるかに対応して、この近似写像の定義域は幾つかの領域に分かれます。それぞれの領域では線形の写像による近似が出来るので、この写像は全体としては「区分線形写像」によって近似されることになります。またこのサドルの近傍を離れた後に軌道が向かう行き先は、y_iの初期値がどの領域に属するかによって異なることになります。

前節と同様に、適当なポアンカレ断面及びそこでの帰還写像を考えることによって、二つ以上の不安定成分があるサドルを含むようなヘテロクリニック軌道の「ネットワーク」の近傍での軌道の振舞いも、同様の考え方で解析できます。この場合、軌道がこの断面を出発する際の$\vec{y}$の値に応じて、軌道が再び戻って来るまでの経路には幾つかの可能性が考えられます。これに対応して、$\vec{y}$の帰還写像は幾つかの領域に分かれた「区分線形」な写像で近似できることになります。これは、単純なヘテロクリニックサイクルの場合と比較すると、「線形写像」が「区分線形写像」に代わっただけですが、このことによって軌道が示しうる振舞いには幾つかのバラエティーが出て来ます。

具体的には、

1. 幾つかの経路のうちの一つに対応するようなサイクルがアトラクタとなり、軌道が最終的にはこのサイクルに巻き付く。
2. 一つ以上のヘテロクリニック軌道を共有しているような、複数のヘテロクリニックサイクルアトラクタの共存。[3]
3. 幾つかの経路を一見不規則な順序で選びながら、ヘテロクリニック軌道のネットワークに漸近するというタイプの運動。この場合分岐したネットワーク全体がアトラクタとなる。[4]

などの現象が起こります。1. の場合、軌道の振舞いを見ている限りにおいては前節で扱ったヘテロクリニックサイクルアトラクタに巻き付く軌道の振舞いとほぼ同じように考えることが出来ます。一方、2. の場合には二つ以上の不安定方向を持つサドルの存在は全く異なる二種類の漸近的振舞いを示す軌道でありながら、その時系列の一部分を取り出すとほとんど区別出来ないような運動が見られることになります。また、3. の場合には軌道がどのような順序でサドル近傍を訪れるのか予測することは困難になっています。

これらの軌道の振舞いは、「区分線形写像」の軌道の振舞いと対応させて考えることが出来ます。まず、次のような定性的な議論から、これら全ての場合に共通する幾つかの特徴が導かることを示しておきます。ここではこの区分線形写像を $R_Y(\vec{Y})$ で表す事にします。また$\vec{Y}$の長さと向きをそれぞれ U と $\vec{\eta}$ で表します。このベクトルの「向き」はその次の一周で経由するサドルの系列と対応しており、また「長さ」は各サドル近傍への滞在時間と関係しています。 $R_Y(\vec{Y})$ が任意のスケール変換と可換な写像である事から、「向き」と「長さ」に対する写像が

$$R_\eta: \quad \vec{\eta} \;\rightarrow\; R_\eta(\vec{\eta}) \equiv \frac{R_Y(\vec{\eta})}{|R_Y(\vec{\eta})|}, \tag{3}$$

$$R_U: \quad U \;\rightarrow\; R_U(U,\vec{\eta}) = U\tilde{R}_U(\vec{\eta}), \quad \tilde{R}_U(\vec{\eta}) \equiv |R_Y(\vec{\eta})|. \tag{4}$$

として得られます。R_η及び$\tilde{R}_U$がUにはよらない$\vec{\eta}$だけの関数であることから、このようなヘテロクリニックネットワークの近傍でみられる運動が「特定のタイムスケールを持たない」ようなものであることがわかります。具体的には、

- サドルの系列は (タイムスケールの変化とは独立な) ある力学系の軌道と対応する。
- 周回毎の運動のタイムスケールの変化は (少なくとも平均すると) 幾何数列的になる。

という特徴があると考えられます。

写像R_ηは様々なタイプのアトラクタを持つことがあり得ます。R_η のアトラクタの型とゲーム力学系の軌道の振舞いの対応を見てみると、上で示した例はそれぞれ、

1. R_ηが唯一のアトラクタとして安定平衡点を持つ場合
2. R_ηにおける複数の安定平衡点の共存
3. R_ηがカオス的なアトラクタを持つ場合

に対応することになります。これらの現象はゲーム力学系の適当なパラメータ領域において起こること、またR_ηとゲーム力学系の軌道の振舞いとの間に対応関係が存在することが確かめられています。

5　無限個のアトラクタの共存

ヘテロクリニック軌道が作るネットワークには更に複雑なものも考えられます。いたずらにあまり複雑な構造を考えても仕方ないのですが、面白い現象と関係したネットワークの例を一つだけ簡単に紹介しておきます。

先に見たように「ヘテロクリニックサイクル」は全体として一つのアトラクタになり得ます。ということは、「ヘテロクリニックサイクル」が不安定化して一つのサドルとして振舞う場合があっても良さそうに思えます。実際このような「サドル」は存在します。また更にこの「ヘテロクリニックサイクルサドル(?)」を含む「ヘテロクリニック軌道の(階層的な?)ネットワーク」というものも存在できます。

このようなネットワークの近傍での軌道の振舞いはかなり複雑なものになり得ることがわかっています。詳しく解析してみると [5]、このネットワークの近傍の適当な断面における帰還写像をとると、この写像 (の漸近形) は無限に繰り返されるような繰り返し構造を持つことがわかります。この繰り返し構造に関係して、

- ヘテロクリニック軌道のネットワークに集積するような形で、可算無限個のアトラクタ (リミットサイクルアトラクタ又はストレンジアトラクタのどちらの場合もある) が共存しており、初期条件に応じて軌道はそのうちのどれかに漸近する。
- 軌道はネットワークに沿って回るが、軌道からネットワークまでの距離はランダムウォーク的に変化する。この場合には一周期の長さもネットワークと軌道の間の距離に応じて変化することになる。

などの現象が起こりうることがわかっています。これらの現象は共に系が五成分以上を含む場合に起こり得ること、またパラメータを微小に変化させても定性的な変化は起こらないという意味で一般的な現象であることが確かめられています。このモデル系は滑らかな微分方程式系で表されているだけに、その相空間中にこのような複雑な無限の繰り返し構造が存在できるというのは不思議な感じもします。

6　おわりに

ヘテロクリニックサイクル (或はヘテロクリニックネットワーク) は普通の力学系においては例外的な構造であると考えられます。これはヘテロクリニックサイクル (ネットワーク) を持つ系の運動方程式に対して微小なずれ (摂動) を与えた場合、大概はヘテロクリニックサイクル (ネットワーク) は壊れてなくなってしまうためです [6]。この不安定性 (構造不安定性) はこれまでヘテロクリニックネットワークの近傍での軌道の振舞いがあまり詳しく調べられて来なかった原因の一つでもあります。

ところがゲーム力学系においてはパラメータを変化させても (その変化があまり大きく

ない範囲では) これらのヘテロクリニック軌道が作る構造は壊れません。これはゲーム力学系がパラメータの変化によって壊れないような不変多様体 ($x_i = 0$ で表されるような(超) 平面) を持つことと関係しています。ヘテロクリニック軌道がこの「丈夫」な不変多様体の上に載っている場合、パラメータの変化によって引き起こされる軌道のずれかたが制限されます。そのため、ある種のヘテロクリニック軌道はパラメータの変化に対して「強く」なっていて、これらの軌道がサイクル、あるいはネットワークをつくることが可能になっています。同様の機構は、ここで扱ったモデル系に限らず適当な対称性を持つ系においても存在して、物理的な現象に関係する幾つかのモデル系においてもヘテロクリニックサイクルが現われることが知られています。この場合のヘテロクリニックサイクルは、幾つかの異なる対称性を持つ準安定状態の間を結ぶようなサイクルに対応します。

このように、ここで扱った構造は $x_i = 0$ で表される超平面が不変に保たれるという性質と密接に関係していますが、このことは対応する現象が実際の生態系において見られることが難しいと考えられる理由の一つにもなっています。実際の生態系においては個体数の変動の幅は限られたものになっています。従って必然的に、個体数の比率がゼロに近い値を取る部分においては、個体数そのものも小さな値になることが避けられません。しかし、個体数があまり大きくない種の個体数変動においては離散性や偶然性の効果によって、このモデルにから予測される個体数の変化と実際の個体数の変化の間に定性的な差が生じる可能性があります。最も端的には、現実の系では個体数がゼロになってしまうことも起こるわけですが、この場合当然のことながらいくら待ってもその種の個体数が再び回復することはあり得ないわけです。

非平衡系が示す運動には様々なタイプの運動があり、そのうちある程度の部分は比較的単純な数理的なモデルの振舞いと対応付けて理解することが可能です。例えば一見複雑で不規則にみえる運動の中にも単純なモデル系におけるカオスとよく対応するものがあることはよく知られています。しかし「複雑」なシステムの示す挙動のうちで、これまでによくわかっている系—例えば比較的低次元のカオスを示す系— の研究で得られている知見のみから理解できるものはやはり一部分であって、どの様な力学的機構によって起こるかまだ分かっていない現象は依然としてたくさんあります。これらの「単なるカオスではない」現象にも、進化でみられるような非再帰的現象、乱流、時空間欠性を示す現象、カオス的遍歴として括れる現象など、幾つかの共通の特徴をもつ現象のグループがあると考えられてはいますが、それらの背後にある力学的な機構についてはこれから解明して行く必要があります。ここでお話したような内容は、これらの運動の力学的な機構の解明を目指す一つのアプローチの中で得られた中間結果として考えてもらえれば良いのではないかと思います。

参考文献

[1] このモデル方程式の一般的な性質については J. Hofbauer and K. Sigmund、生物の進化と微分方程式（日本語訳:竹内康博）現代数学社（1990）に詳しく述べられている。より広い範囲の関連したモデルについての解説には、巌佐庸数理生物学入門–生物社会のダイナミックスを探る HBJ 出版局 (1990)、甘利俊一 重定南奈子 石井一成 太鼓地武 弓場美裕 生命・生物科学の数理 岩波講座応用数学 [対象 8] (1993) などがある。

[2] P.D.Taylor and L.B.Jonker, *Evolutionarily Stable Strategies and Game Dynamics*, Mathematical Bioscience, **40**, 145-156, (1978).

[3] V. Kirk and M. Silber, *A Competition between heteroclinic cycles*, Nonlinearity, **7**, 1367-1384, (1994).

[4] T. Chawanya, *A new type of irregular motion in a class of game dynamics systems*, Progress of Theoretical Physics, 94: 163-179, (1995).

[5] Tsuyoshi Chawanya, *Infinitely many attractors in game dynamics systems*, Progress of Theoretical Physics, **95:** 679-684, (1996). Tsuyoshi Chawanya, *Coexistence of infinitely many attractors in a simple flow*, Submitted to Physica D. 茶碗谷 毅, *Population dynamics* でみられる無限個のアトラクタの共存 — 有効な自由度の動的な変化を伴う運動の特異性について, 数理科学, 1996 年 6 月号, 44-49 頁

[6] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems and Bifurcations of Vector Fields*, Applied Math. Sciences, **42**, New York-Heidelberg-Berlin:Springer, (1983).

[7] 図 1 の時系列を得る際のパラメータに関しては次の文献を参照した。J. Hofbauer, *On the occurrence of limit cycles in the Volterra-Lotka equation*, Nonlinear Analysis, **5**, 1003-1007, (1981). M. E. Gilpin, *Spiral chaos in a predator-prey model*, American Naturalist, **113**, 306-308, (1979).